©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Nachr. entomol. Ver. Apollo, N.F. 17 (4): 445-454 (1997)

Zu geschlechtsspezifischen Unterschieden in der Imaginalphänologie von *Thaumetopoea processionea* (LINNAEUS, 1758) (Lepidoptera: Notodontidae, Thaumetopoeinae)

Christian H. SCHULZE

Dipl.-Biol. Christian H. SCHULZE, Tierökologie I, Universität Bayreuth, Postfach 10 12 51, D-95440 Bayreuth

Zusammenfassung: Bei Untersuchungen zur Imaginalphänologie von *Thaumetopoea processionea* (LINNAEUS, 1758) (Notodontidae, Thaumetopoeinae) unter seminatürlichen Bedingungen zeigte sich, daß Protandrie bei dieser Art deutlich ausgeprägt ist. Das Gros der Männchen schlüpfte nicht nur 1-2 Tage früher, sondern auch 1-2 Stunden früher am Abend als die Weibchen. Zugleich war die Schlüpfphänologie der Tiere hochgradig synchronisiert. Protandrie ist bei *T. processionea* als Reproduktionsstrategie vermutlich besonders ausgeprägt, weil bei kurzer Gesamtflugzeit und kurzer Lebensdauer der Individuen der Fortpflanzungserfolg nur auf diese Weise maximiert werden kann.

On sex-related differences of the pupal eclosion phenology of adult *Thaumetopoea processionea* (LINNEAUS, 1758) (Lepidoptera: Notodontidae, Thaumetopoeinae)

Abstract: During a study of the phenology of *Thaumetopoea processionea* (LINNAEUS, 1758) (Notodontidae, Thaumetopoeinae) reared under semi-natural conditions, it could be shown that most males emerge 1-2 days before the females. This common life history phenomenon is known as protandry. Also, males emerged earlier in the evening as females. Protandry in *T. processionea* might be supported by the short occurrence period of the adults in general and the short life span of the individual moths. The earlier emergence of the males might maximize their access to virgin females and reduce the risk to die before mating and egg laying for females.

Einleitung

Während das Auftreten der adulten Weibchen vor den Männchen (= Protogynie) bei Schmetterlingen die Ausnahme zu sein scheint (siehe z. B. MIKKOLA 1987), ist das Erscheinen der Männchen vor den Weibchen (= Protandrie) charakteristisch für die Lebenszyklen einer Vielzahl von Arten (Beispiele: PETERSEN 1892, DEMOLL 1908, WIKLUND & FAGERSTRÖM

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

1977, WIKLUND 1982, FORSBERG & WIKLUND 1988, WIKLUND & FORSBERG 1991, WIKLUND et al. 1991). Als möglicher Grund für eine verschobene Flugzeit der Geschlechter wird sexuelle Selektion diskutiert. Für Männchen läßt sich durch ein frühzeitigeres Schlüpfen die Anzahl an Kopulationen mit Weibchen maximieren beziehungsweise der Zugang zu virginen Weibchen sichern, für Weibchen reduziert sich das Risiko, vor einer erfolgreichen Paarung und Eiablage zu sterben (WIKLUND & FAGERSTRÖM 1977, WIKLUND et al. 1992, NYLIN et al. 1993). Des weiteren könnte Protandrie einen Einfluß auf die Vermeidung von Inzucht durch Dispersion haben. Männchen zeigen gewöhnlich ein stärkeres Dispersionsverhalten als Weibchen; somit ist es vorteilhaft, wenn Männchen vor den Weibchen erscheinen (MIKKOLA 1987). Nach SINGER (1982) sollte Protandrie nur bei Arten mit diskreten Generationen, also meist in deutlich saisonalen Habitaten, auftreten. Dies wurde von NYLIN et al. (1993) am Beispiel von *Parage aegeria* LINNAEUS bestätigt. Bei einer Überlappung von Generationen besteht kein Selektionsdruck auf ein Erscheinen der Männchen vor den Weibchen. Mathematische Modelle und Computersimulationen zum Studium von Protandrie wurden von SCOTT (1977), BOTTERWEG (1982) und ZONNEFELD & METZ (1991) entwickelt.

In dieser Arbeit wurde untersucht, ob auch *Thaumetopoea processionea* (LINNAEUS, 1758) (Notodontidae: Thaumetopoeinae) Protandrie zeigt. Diese Art, die über viele Jahre hinweg in Süddeutschland sehr selten war (EBERT 1994, NÄSSIG & KRISTAL 1994), trat in den letzten Jahren wieder verstärkt – darunter auch im Raum Würzburg – in Erscheinung (NÄSSIG & KRISTAL 1994, eigene Beobachtungen), so daß die Möglichkeit bestand, problemlos im Freiland an einige Nester dieser Art mit bereits fast vollständig entwickelten Raupen zu gelangen.

Der Eichenprozessionsspinner hat eine Gesamtverbreitung von Westeuropa bis in die Türkei (EBERT 1994, ROUGEOT & VIETTE 1983). Die Raupe frißt gattungsmonophag an *Quercus* (Fagaceae) und lebt in großen Gemeinschaftsnestern, die meist nur nachts zur Nahrungssuche verlassen werden (EBERT 1994). Bei der Wanderung vom Nest zu den nächstgelegenen Zweigen und Ästen bewegen sich die Raupen in langen Reihen (Prozession!). Der Zusammenhalt bei diesen Wanderungen scheint durch mechanisch-sensitive Haarsensillen am Kopf- und Abdomenende der Raupe gewährleistet zu werden (MALZ & SCHMIDT 1991). Der Kontakt mit den Brennhaaren der Raupen kann heftige allergische Reaktionen beim Menschen hervorrufen (EBERT 1994). Die Verpuppung der Raupen erfolgt in-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

nerhalb des Nestes (FORSTER & WOHLFAHRT 1960). Das Weibchen verpaart sich in der ersten Nacht nach dem Schlüpfen, legt bereits in der zweiten Nacht den gesamten Eivorrat ab und stirbt kurz darauf (EBERT 1994). *T. processionea* tritt nur mit einer Generation in Erscheinung. Die Hauptflugzeit liegt im August, wobei Imagines in Baden-Württemberg bereits Ende Juli häufiger in Erscheinung treten (vergleiche die Phänogramme bei EBERT 1994), obwohl ROUGEOT & VIETTE (1983) nur August bis September als Flugzeit dieses Prozessionsspinners angeben. Neben der Tatsache, daß diese Art nur in einer Generation in Erscheinung tritt, könnten auch die relativ kurze Flugzeit von *T. processionea* und die kurze Lebensdauer der einzelnen Imagines ein hohes Maß an Synchronisation der Phänologie der beiden Geschlechter erfordern, soll der Fortpflanzungserfolg maximiert werden. Kurze Flugzeit und Lebensdauer sollten einen hohen Selektionsdruck auf die Ausbildung einer proterandrischen Imaginalphänologie ausüben.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde versucht, folgende Fragen zu klären:

1) Zeigt *T. processionea* Protandrie, das heißt schlüpfen die Männchen vor den Weibchen?
2) Ist Protandrie – möglicherweise als Anpassung an die kurze Lebensdauer der Imagines – auch auf einer tageszeitlichen Skalierung basierend nachweisbar?

Methodik

Zuchtverlauf: Am 11. VII. 1995 wurden an einem eichenreichen Waldrand in der Umgebung von Veitshöchheim (Lkr. Würzburg, Bayern) drei Raupennester von *T. processionea,* die insgesamt einige hundert Raupen enthielten, gesammelt. Alle drei Nester befanden sich an Eichenstämmen in einer Höhe zwischen 0,5 und 1,5 m über dem Boden. Die Nester wurden zusammen mit ausreichend Futter (Blätter von *Quercus robur*) in eine transparente Plastikbox gegeben und auf einem Balkon (Würzburg) unter natürlichen Tageslichtbedingungen gehalten.

Nachdem bereits ab dem 13. VII. 1995 keine Raupen mehr das Gespinst zur Nahrungsaufnahme verließen, wurde die über den Nestern liegende Blätterschicht entfernt und die Box täglich nach schlüpfenden Faltern kontrolliert.

Bei einer Kontrolle des Zuchtgefäßes um 8.30 Uhr (alle Zeitangaben in MESZ) am 2. VIII. 1995 konnten die ersten beiden geschlüpften Falter

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

festgestellt werden. Die letzten Falter verließen am 6. VIII. 1995 das Raupengespinst. Jeden Morgen wurden alle in der letzten Nacht geschlüpften Falter gezählt und das Geschlechterverhältnis ermittelt.

Das Schlüpfen der ersten Falter setzte jeden Tag zwischen 19.00 und 19.30 Uhr ein. An den beiden Tagen mit den meisten schlüpfenden Imagines (3. VIII. 1995: 106 Expl., 4. VIII. 1995: 50 Expl.) wurde in dem Zeitraum zwischen 19.00 und 22.00 Uhr das Verlassen des Gespinstes durch Imagines kontinuierlich verfolgt und jeweils mit der genauen Uhrzeit notiert. Tiere mit meist verkrüppelten Flügeln, die am nächsten Morgen am Boden des Zuchtgefäßes unter dem Nest saßen und deren Schlüpfzeit somit nicht genau festgestellt werden konnte, wurden in diese Auswertung nicht mit einbezogen.

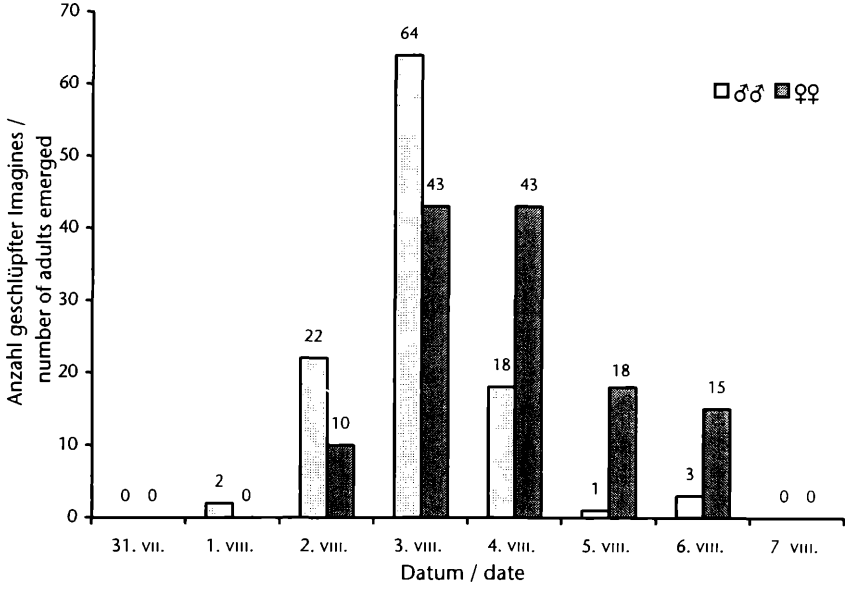

Abb. 1: Geschlechtsspezifische Unterschiede der Imaginalphänologie von *Thaumetopoea processionea* unter seminatürlichen Bedingungen. Zusätzlich ist für die einzelnen Tage die absolute Anzahl geschlüpfter Männchen (♂♂) und Weibchen (♀♀) angegeben.

Fig. 1: Sex-specific differences in the phenology of adult *Thaumetopoea processionea* reared under semi-natural conditions. The absolute number of emerged males (♂♂) and females (♀♀) is given additionally for all days.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Ergebnisse

Insgesamt schlüpften 110 Männchen und 129 Weibchen. Das resultierende, leicht zugunsten der Weibchen verschobene Geschlechterverhältnis von 1,17 weicht allerdings nicht signifikant vom Verhältnis 1:1 ab (Test nach FISHER: $p > 0{,}2$).

Das Schlüpfen der Imagines erfolgte hochsynchronisiert. Alle 239 Falter schlüpften in sechs Tagen, wobei 84 % der Tiere sogar in nur drei Tagen schlüpften.

Vergleicht man die Phänologie der beiden Geschlechter (Abb. 1), zeigt sich ein signifikanter Unterschied (Vergleich der absoluten Anzahl geschlüpfter Individuen pro Tag: $Chi^2 = 42{,}838$, F.G. = 5, $p < 0{,}0001$). Die Männchen erreichten das Maximum an pro Abend geschlüpften Tieren früher als die Weibchen. Während in den ersten Tagen das Geschlechterverhältnis von pro Abend geschlüpften Männchen zu Weibchen noch zu-

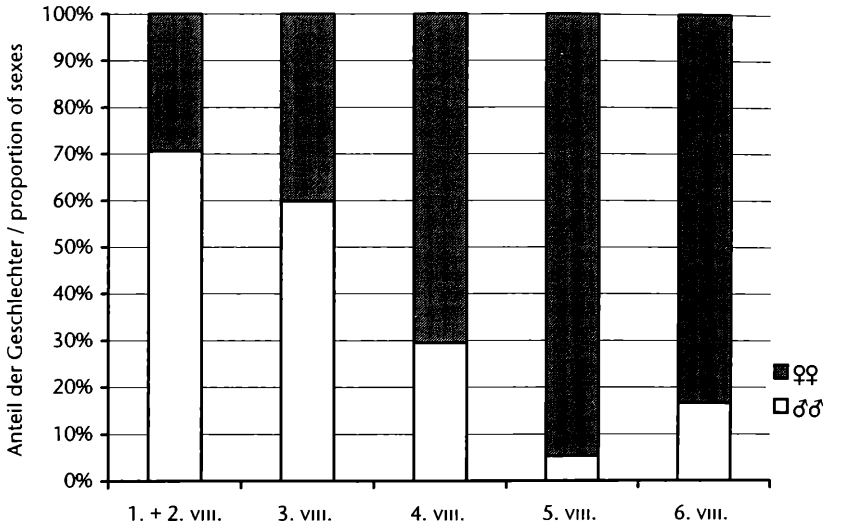

Abb. 2: Veränderung des Anteils der Geschlechter an der Gesamtzahl pro Tag geschlüpfter Imagines von *Thaumetopoea processionea* über die gesamte Flugzeit hinweg, betrachtet unter seminatürlichen Bedingungen. Die Absolutzahl geschlüpfter Männchen (♂♂) und Weibchen (♀♀) an den einzelnen Tagen ist aus Abb. 1 ersichtlich.

Fig. 2: Variation of the sex-ratio per day during the adult period of *Thaumetopoea processionea* reared under semi-natural conditions. The absolute number of emerged males (♂♂) and females (♀♀) for the single days is given in Fig. 1.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

gunsten der Männchen verschoben war, überwogen zum Ende der Schlupfzeit hin deutlich die Weibchen (Abb. 2).

Ein signifikanter Unterschied zwischen den Geschlechtern zeigte sich auch bei der Betrachtung des tageszeitlichen Ablaufes des Schlüpfvorganges ($Chi^2 = 33{,}42$, F.G. = 5, $p < 0{,}00001$). Dabei wurde für die Tage 3. und 4. VIII. 1995 das Erscheinen von geschlüpften Männchen und Weibchen außerhalb der Raupengespinste zwischen 19.00 und 22.00 Uhr verglichen, basierend auf der absoluten Anzahl pro 30-min-Intervall (19.00 bis 19.30 Uhr, 19.30 bis 20.00 Uhr etc.) geschlüpfter Tiere. Die Maximalzahl pro halbe Stunde geschlüpfter Männchen wird früher erreicht als die der Weibchen (Abb. 3). Die meisten Weibchen erschienen erst zwischen 21.30 und 22.00 Uhr, also zu einem Zeitpunkt, als fast alle Männchen bereits geschlüpft waren (siehe Abb. 3).

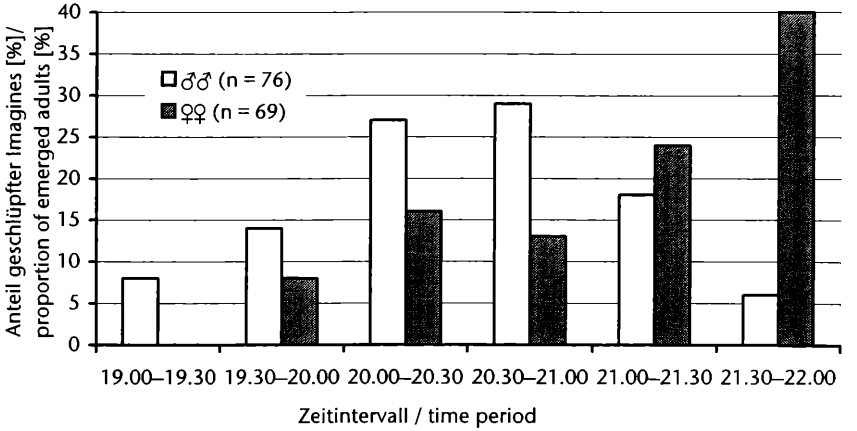

Abb. 3: Tageszeitlicher Ablauf des Erscheinens von Männchen (♂♂) und Weibchen (♀♀) von *Thaumetopoea processionea* außerhalb des Raupennestes, dargestellt in 30-min-Intervallen.

Fig. 3: Time course of emergence of males (♂♂) and females (♀♀) of *Thaumetopoea processionea* based on a 30-min scaling.

Parasitoide und im Raupennest lebende Arthropoden

Nach dem Herausnehmen der Raupennester aus dem Zuchtgefäß konnten auf dem Boden des Behälters ca. 50 (unbestimmte) Staphyliniden sowie ca. 10 Tachiniden-Tönnchen festgestellt werden. Bereits am 27. und

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

29. VII. 1995 befand sich je eine geschlüpfte Tachinide im Zuchtbehälter. Bei beiden Tieren handelte es sich um *Pales processioneae* (RATZEBURG 1840) (det. TSCHORSNIG), eine auf *Thaumetopoea processionea* und *T. pinivora* (TREITSCHKE 1834) spezialisierte Raupenfliege (HERTING 1960). Ob sich im Nestinneren noch weitere Parasitoide oder Kommensalen aufhielten, wurde nicht untersucht.

Diskussion

Es handelt sich bei *Thaumetopoea processionea* um eine phänologisch stark synchronisierte, typisch protandrische Art, bei der die Männchen früher erscheinen als die Weibchen, sowohl hinsichtlich der gesamten Schlüpfzeit als auch im Tages-/Abendverlauf.

Eine hochgradige Synchronisation ist gerade bei Arten wie den Thaumetopoeinen zu erwarten. Die weitgehende Reduktion des Saugrüssels und die dadurch fehlende Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme führt zu einer geringen Lebensdauer (EBERT 1994). Tiere, die schlecht synchronisiert schlüpfen, kommen somit nicht zur Fortpflanzung, das heißt es dürfte im Falle solcher Arten ein ganz besonders hoher Selektionsdruck hinsichtlich der Synchronisation der Imaginalphänologie bestehen. Ob die Synchronisation des Schlüpfvorganges bei Freilandpopulationen ebenso deutlich ausgeprägt ist wie unter den seminatürlichen Haltungsbedingungen, bei denen dazu noch Falter aus drei Raupennestern untersucht wurden, die nur wenige Meter voneinander entfernt waren und somit wahrscheinlich annähernd identischen mikroklimatischen Freilandbedingungen ausgesetzt waren, ist fraglich. Die höhere Varianz der mikroklimatischen Bedingungen zum Beispiel von Waldrand zum Waldesinneren dürfte zu größeren Unterschieden in der Entwicklungsgeschwindigkeit und damit zu einem stärker auseinandergezogenen zeitlichen Auftreten der Imagines führen. Die Beobachtung von FIEDLER (mdl.), daß Imagines eine Lichtquelle am Ortsrand von Veitshöchheim (Lkr. Würzburg) nur an wenigen Tagen Anfang August zahlreicher anflogen, deutet allerdings auch auf ein hohes Maß an Synchronisation im Freiland hin.

Auf Ebene der Geschlechter weist die Phänologie eine Asymmetrie auf. Die Männchen schlüpfen sowohl einige Tage früher als auch früher am Abend als die Weibchen, wahrscheinlich, um sich bereits kurze Zeit, nachdem die Weibchen das Raupennest verlassen haben, mit diesen verpaaren zu können. Auf ein generell früheres Erscheinen der Männchen

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

weisen auch Freilandbeobachtungen hin. So ist bei EBERT (1995) eine Beobachtungsreihe von einer Lokalität in Baden-Württemberg erwähnt, bei der die Weibchen zwei Tage später am Licht erschienen als die Männchen.

Daß für die tageszeitliche Eichung des Schlüpfvorganges die sich tageszeitlich ändernden Lichtbedingungen eine ganz entscheidende Rolle spielen könnten, macht folgende Beobachtung wahrscheinlich. Tiere, die als Puppe dem Raupengespinst entnommen und anschließend 2 Wochen bis zum Schlüpfen der Falter in einem dunklen Gefäß gelagert wurden, schlüpften deutlich später (manchmal erst nach 22.00 Uhr), als solche, die unter Tageslichtbedingungen gehalten wurden. Möglicherweise sind die natürlichen exogenen Lichtbedingungen nötig für die ständige Eichung der inneren Uhr der Tiere. Im Freiland wurden ans Licht anfliegende Tiere ab ca. 23.00 Uhr beobachtet, wobei der Falterflug zwischen 1.00 und 2.30 Uhr einen Höhepunkt erreichte (EBERT 1994). Bei den Beobachtungen an den gezüchteten Tieren konnten die ersten fliegenden Männchen ab ca. 22.30 Uhr beobachtet werden. Weibchen waren unter Zuchtbedingungen sehr flugträge und wurden nur in wenigen Fällen fliegend festgestellt.

Angesichts der wahrscheinlich relativ kurzen Lebensdauer der Tiere ist das Expansionspotential dieser Art sehr bemerkenswert, so auch die schnelle (Neu- oder Wieder-?)Besiedlung großer Teile des Würzburger Raumes. Während *T. processionea* scheinbar noch vor wenigen Jahren in dieser Region nur sehr kleinräumig vertreten war, konnte die Art 1995 in fast allen Bereichen des Landkreises inklusive des Stadtbereiches nachgewiesen werden. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß die in früheren Jahren generell individuenschwächeren Vorkommen auch schwieriger nachzuweisen waren. Das Bild der hier beobachteten, kleinräumigen Expansion, die wahrscheinlich auf die günstigen Witterungsbedingungen der letzten Sommer zurückzuführen sein dürfte (vergleiche auch NÄSSIG & KRISTAL 1994), wird somit sicherlich dadurch verfälscht, daß der Eichenprozessiosspinner an auch früher bereits besiedelten Standorten erst in den letzten Jahren – bedingt durch das individuenstärkere Vorkommen – nachgewiesen werden konnte. Dies könnte auch der Grund für das „verspätete" Auftreten von *T. processionea* in Südhessen (1993 Erstnachweis seit einigen Jahrzehnten) gegenüber Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz sein (NÄSSIG & KRISTAL 1994, ROTH & ERNST 1996).

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Ausblick

Interessante Ergebnisse wären aus vergleichenden Untersuchungen zur Phänologie der Geschlechter weiterer *Thaumetopoea*-Arten – unter Berücksichtigung von Faktoren wie Gesamtflugzeit, Dispersionsverhalten, Gelegegröße, Geschlechtsdimorphismus, Paarungsverhalten und Saisonalität des Lebensraumes – zu erwarten. Vor allem bei Arten wie *T. wilkinsoni* TAMS 1925 mit einer Puppendiapause, die bis zu 9 Jahren dauern kann (HALPERIN 1990), wären detaillierte Informationen über die Synchronisation der Geschlechter interessant. Da die in vielen Fällen gregär lebenden und dadurch oft auffälligen Raupen von *Thaumetopoea*-Arten relativ einfach im Freiland zu finden und unter Laborbedingungen zu halten sind, kann man problemlos ein relativ umfangreiches Datenmaterial über den Grad der Ausprägung von Protandrie (unter seminatürlichen Bedingungen) bei den einzelnen Arten erhalten. Die Gattung *Thaumetopoea* würde sich somit möglicherweise besonders gut als ein Modellsystem für die Untersuchung von Protandrie anbieten.

Danksagung

Danken möchte ich Konrad FIEDLER (Universität Bayreuth) für Literaturhinweise und die Durchsicht der ersten Manuskriptfassung sowie Hans-Peter TSCHORSNIG (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) für die Bestimmung der Tachiniden.

Literatur

BOTTERWEG, P. F. (1982): Protandry in the pine looper, *Bupalus pinarius* (Lep., Geometridae): An explanatory model. – Neth. J. Zool. **32**: 169-193.

DEMOLL, R. (1908): Die Bedeutung der Proterandrie bei Insekten. – Zool. Jahrb. Syst. **26**: 621-628.

EBERT, G. (Hrsg.) (1994): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 4 (Nachtfalter II). – Stuttgart (Ulmer), 535 S.

FORSBERG, J., & WIKLUND, C. (1988): Protandry in the green-veined white butterfly *Pieris napi*. – Funct. Ecol. **2**: 81-88.

FORSTER, W., & WOHLFAHRT, T. A. (1960): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. III (Spinner und Schwärmer). – Stuttgart (Franckh), VII + 239 S., 28 Taf.

HALPERIN, J. (1990): Life history of *Thaumetopoea* spp. (Lep., Thaumetopoeidae) in Israel. – J. Appl. Ent. **110**: 1-6.

HERTING, B. (1960): Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae). – Monographien zur angewandten Entomologie Nr. **16**, Hamburg, Berlin (P. Parey), 188 S.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

MALZ, D., & SCHMIDT, G. H. (1991): Morphologie und Verteilung der verschiedenen Haartypen auf den Raupen von *Thaumetopoea pityocampa* (DEN. & SCHIFF.) in Bezug zu ihrem Prozessionsverhalten. – Fourth European Congress of Entomology, XIII. Internationales Symposium für die Entomofaunistik Mitteleuropas, Gödöllő, **1991**, Abstract Volume: 141.

MIKKOLA, K. (1987): Protogyny during an outbreak in *Diaphora mendica* (Lepidoptera, Arctiidae). – Ann. Entomol. Fenn. **53**: 30-32.

NÄSSIG, W. A., & KRISTAL, P. M. (1994): 1993 Massenauftreten von *Thaumetopoea processionea* L. in Süddeutschland und erste Wiederfunde der Art seit Jahrzehnten in Hessen (Lepidoptera: Notodontidae, Thaumetopoeinae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **15** (1/2): 152-154.

NYLIN, S., WIKLUND, C., & WICKMAN, P.-O. (1993): Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly. – Ecology **74** (5): 1414-1427.

PETERSEN, W. (1892): Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. – Zool. Jahrb. Syst. **6**: 671-679.

ROTH, J. T., & ERNST, M. (1996): Nachweis von *Thaumetopoea processionea* (LINNAEUS 1758) im Vorderen Odenwald. – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **17** (1): 50.

ROUGEOT, P. C., & VIETTE, P. (1983): Die Nachtfalter Europas und Nordafrikas. I. Schwärmer und Spinner (1. Teil). – Keltern (Verlag Erich Bauer).

SCOTT, J. A. (1977): Competitive exclusion due to mate searching behaviour, male-female emergence lags and fluctuation in number of progeny in model invertebrate populations. – J. Anim. Ecol. **46**: 909-924.

WIKLUND, C., & FORSBERG, J. (1991): Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: A comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. – Oikos **60**: 373-381.

——, & FAGERSTRÖM, T. (1977): Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. – Oecologia (Berlin) **31**: 153-158.

——, NYLIN, S., & FORSBERG, J. (1991): Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly (*Pieris napi* L.). – Oikos **60**: 241-250.

——, & SOLBRECK, C. (1982): Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. – Evolution **36** (1): 56-62.

ZONNEVELD, C., & METZ, J. A. J. (1991): Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die. – Theor. Popul. Biol. **40** (3): 308-321.

Eingang: 3. VIII. 1996

© Entomologischer Verein Apollo e. V., Frankfurt am Main, Februar 1997 ISSN 0723-9912